Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1981, Vol. 2, n° 3, p. 227-243.

Modalités de la coexistence de deux diplopodes, *Cylindroiulus punctatus* (Leach) et *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) dans un écosystème forestier du Bassin parisien

Jean-Jacques Geoffroy
Station Biologique de Foljuif, 77140 Saint-Pierre-lès-Nemours
et Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05 (L. A. n° 258 du C. N. R. S).

RÉSUMÉ

Les modalités spatio-temporelles de la coexistence de deux espèces de *Cylindroiulus* (Diplopoda) sont étudiées dans un écosystème forestier tempéré de la Région parisienne. Ces deux espèces sont phylogénétiquement proches et présentent les mêmes caractéristiques pondérales individuelles.

Dans les couches holorganiques et les horizons superficiels du sol, *C. nitidus* est deux fois plus abondant que *C. punctatus*. En revanche, seul *C. punctatus* colonise les bois morts, principalement au moment de la reproduction et de la ponte.

Des migrations entre les horizons superficiels, la profondeur du sol et les bois morts réalisent une séparation spatio-temporelle partielle des deux espèces. Lorsqu'elles coexistent dans les niveaux superficiels du sol, les deux populations, qui présentent des distributions agrégatives, tendent à se partager l'espace selon une composante horizontale à laquelle se superpose une composante verticale.

MOTS-CLÉS : *Diplopodes* - Cylindroiulus - *Populations* - *Coexistence* - *Forêt tempérée* - *Sol* - *Bois morts.*

SUMMARY

Spatio-temporal patterns of the coexistence of two Millipede species (*Cylindroiulus punctatus* and *Cylindroiulus nitidus*) have been studied in a temperate woodland ecosystem in Paris area. These closely related species show the same individual stature and weight.

In holorganic and upper soil layers, *C. nitidus* abundance is twice *C. punctatus* one. In return, only *C. punctatus* lives in decaying logs, chiefly during mating and laying times.

The two species are partly separated by seasonal migrations between litter layers, logs and deep soil layers but they occur simultaneously in the upper soil layers (at least in spring and autumn). Nevertheless, the two populations show a clear tendency in sharing space horizontally and forming distinct aggregates.

KEY-WORDS : *Millipedes* - Cylindroiulus - *Populations* - *Coexistence* - *Temperate woodland* - *Soil* - *Decaying logs.*

INTRODUCTION

En forêt, les diplopodes édaphiques forment parfois des peuplements à richesse spécifique relativement élevée. Ainsi, dans la forêt mixte de Foljuif (BLANDIN *et al.*, 1980), 12 espèces ont été dénombrées; parmi elles, cinq dominent en effectif et/ou en biomasse, dont deux cylindroiulinae (GEOFFROY, 1979).

Ces deux espèces, *Cylindroiulus punctatus* (Leach) et *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff), sont communes dans les forêts tempérées d'Europe septentrionale. Elles ont déjà fait l'objet de divers travaux visant à en décrire le développement post-embryonnaire, le cycle biologique ou même, plus précisément, la cinétique démographique (BORNEBUSH, 1930; DRIFT VAN DER, 1951; SAUDRAY, 1953 *a*, 1953 *b*, 1961; SAHLI, 1955, 1968, 1969 *a*, 1969 *b*, 1970, 1971, 1973, 1974; BLOWER & GABBUT, 1964; BRENY & BIERNAUX, 1966; BANERJEE, 1967 *a*, 1967 *b*; HAACKER & FUCHS, 1970; BLOWER & MILLER, 1977).

Le plus souvent, cependant, chaque espèce a été étudiée pour elle-même, sans que soit soulevé le problème des modalités de la coexistence de deux espèces aussi proches. On sait pourtant que *C. punctatus* et une troisième espèce, *C. latestriatus* (Curtis) manifestent une tendance à l'exclusion mutuelle (BLOWER & GABBUT, 1964), phénomène également observé dans diverses forêts entre deux autres iulidae, *Iulus scandinavius* Latzel et *Ophyiulus pilosus* (Newport) (MILLER, 1974).

L'étude comparative des caractéristiques spatio-temporelles des niches écologiques de *C. punctatus* et de *C. nitidus* dans un même écosystème devrait faire ressortir leurs éventuelles différences et montrer, réciproquement, dans quelle mesure elles se chevauchent.

I. — MILIEU

L'écosystème étudié est une forêt mixte de onze hectares à *Quercus sessiliflora* Smith, *Carpinus betulus* L. et *Pinus sylvestris* L. dont la description a été faite par ailleurs (BLANDIN *et al.*, 1980). La roche-mère est constituée de sables grossiers mélangés de cailloux de silex : il s'agit d'une terrasse alluviale recouvrant les sables de Fontainebleau. Dans les sols, néopodzoliques, l'humus varie depuis un moder, ou même un mull-moder, lorsque le charme domine, jusqu'à un dysmoder sous les pins sylvestres (GARAY, 1980).

Le climat local a déjà été décrit (GEOFFROY, 1979; BLANDIN *et al.*, 1980). La moyenne des précipitations annuelles est de l'ordre de 700 mm et celle des températures avoisine 11° C. Les variations interannuelles sont cependant importantes et la période pendant laquelle les recherches ont été effectuées a été marquée en 1976 par des précipitations réduites (474,5 mm) et une température plus chaude (11,7° C). Les effets de ces variations interannuelles sur les peuplements de macroarthropodes édaphiques sont discutés par ailleurs (GEOFFROY *et al.*, 1981).

II. — MÉTHODES

A. ESTIMATION DES DENSITÉS

Le procédé d'échantillonnage, les techniques de prélèvement et d'extraction de la faune ont été décrites et discutées en détail antérieurement (GEOFFROY, 1979).

Les prélèvements ont été effectués d'octobre 1975 à novembre 1976, chaque quinzaine, à raison de 14 relevés de 625 cm² répartis dans une parcelle de 1 ha selon un plan d'échantillonnage stratifié. L'horizon holorganique et les premiers centimètres de l'horizon *A*1 sont prélevés et traités dans des extracteurs de Berlèse-Tullgren pendant 14 jours. La température se stabilise en 48 heures aux environs de 40° C à la surface des échantillons et de 24° C au fond des extracteurs.

Les prélèvements effectués ne concernent que la couche holorganique et les premiers centimètres de l'horizon *A*1 car la prospection systématique de la profondeur du sol aurait eu des effets destructeurs non négligeables. L'inconvénient principal de ce type de relevés réside dans le fait que les diplopodes iulides peuvent s'enfoncer assez profondément dans certaines circonstances et qu'ils sont alors incomplètement échantillonnés. Il est par ailleurs certain que la méthode de Berlèse-

Tullgren n'est pas bien adaptée à l'extraction des très jeunes individus. Il sera tenu compte de ces faits dans l'interprétation des résultats.

Des *Cylindroiulus* pouvant se trouver aussi dans les bois morts tombés au sol, un échantillonnage de ceux-ci a été effectué à chaque saison, sur des carrés de 100 m², afin d'en connaître le volume par unité de surface. Le décorticage d'un volume connu de bois permet ensuite d'estimer l'abondance des *Cylindroiulus* (GEOFFROY, 1979).

B. RECONNAISSANCE DES STADES POST-EMBRYONNAIRES ET ESTIMATION DES BIOMASSES

Chez de nombreux diplopodes iulides, le champ ocellaire s'agrandit, après chaque mue, d'une rangée d'ocelles supplémentaire (VACHON, 1947). Ce phénomène constitue un bon critère de reconnaissance des stades post-embryonnaires. L'utilisation en est aisée chez *C. punctatus* car les ocelles juxtaposés se distinguent facilement (SAUDRAY, 1953; SAHLI, 1955). L'interprétation du champ ocellaire est plus délicate chez *C. nitidus* à cause des phénomènes de superposition, de condensation ou de délétion qui s'y produisent (BLOWER & MILLER, 1977). Il est toutefois possible de « lire » sans trop de difficulté le champ ocellaire des jeunes individus, au moins jusqu'au 7ᵉ stade (6 rangées ocellaires). Au-delà, la distinction des ocelles devient délicate, bien que parfois possible sans trop de risque d'erreur.

Par ailleurs, la morphologie du telson permet de reconnaître les deux espèces à tous les stades de leur développement. Elles ne présentent par contre aucune différence significative de taille, mesurée, à chaque stade, par la largeur moyenne de la capsule céphalique ($\overline{Lc}$). Enfin, par pesée d'animaux vivants et d'individus séchés à 85° C (GEOFFROY, 1979), on associe à chaque étape du développement un poids frais moyen ($\overline{Pf}$) et un poids sec moyen ($\overline{Ps}$). Les résultats sont rassemblés dans le tableau I. Dans la suite de ce travail, les biomasses seront exprimées en poids de matière sèche.

Dans le souci de préciser la relation taille-poids au cours du développement des espèces étudiées, nous avons établi des corrélations entre *Lc*, *Pf* et *Ps*, pour l'ensemble des *Cylindroiulus* (fig. 1 et 2).

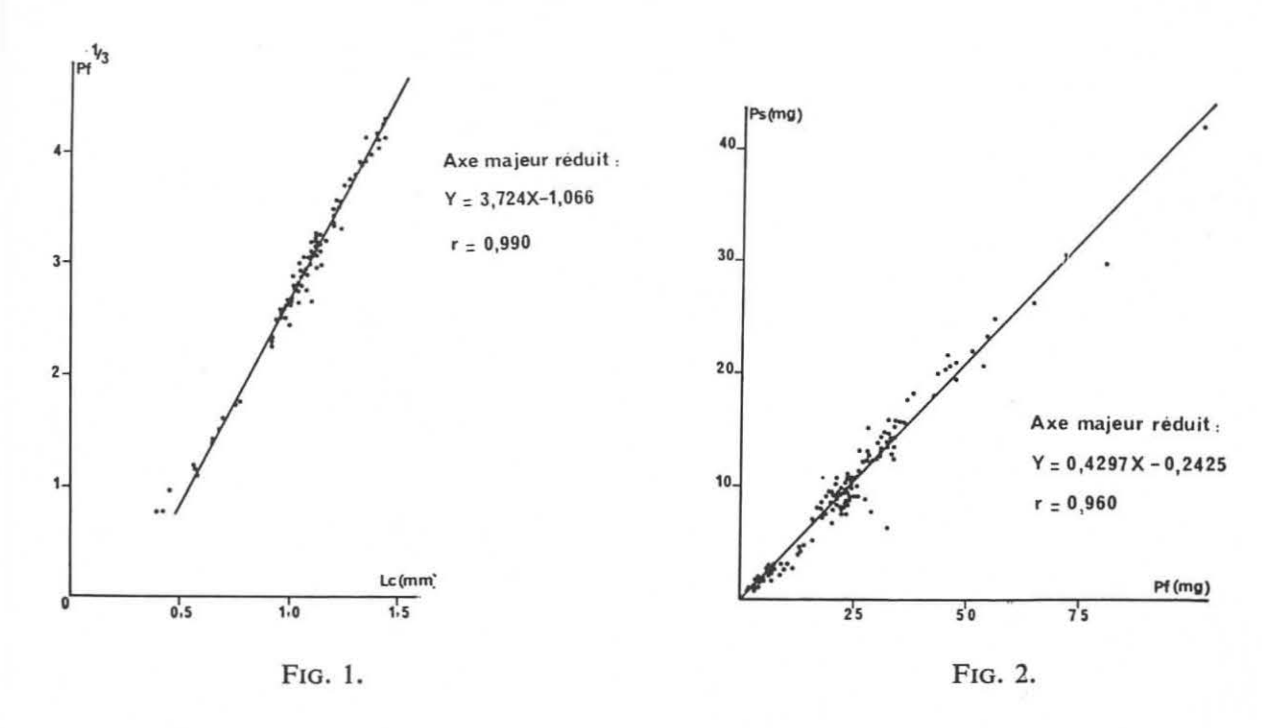


FIG. 1. FIG. 2.

FIG. 1. — Corrélation taille-poids chez *C. punctatus* et *C. nitidus* à Foljuif. $pf^{1/3} = f(Lc)$.

FIG. 2. — Corrélation poids frais-poids sec chez *C. punctatus* et *C. nitidus* à Foljuif. $Ps = f(Pf)$.

TABLEAU I

Caractéristiques staturales et pondérales moyennes des stades post-embryonnaires de* Cylindroiulus punctatus *(Leach) et de* Cylindroiulus nitidus *(Verhoeff) dans la forêt de Foljuif. Valeurs extrêmes avec, entre parenthèses, la moyenne et l'écart-type. Lc = largeur de la capsule céphalique. Pf = poids de matière fraîche. Ps = poids de matière sèche.

Stade	*Lc* (mm)		*Pf* (mg)		*Ps* (mg)	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
ω	≃ 0,5 ∅		≃ 0,77		≃ 0,30	
Pupoïde	≃ 0,4		≃ 0,77		≃ 0,30	
1 0*RO*	0,375 (0,400 ± 0,020) 0,425		≃ 0,77		0,35	
2 1*RO*	0,425 (0,430 ± 0,010) 0,450		≃ 0,77		0,35	
3 2*RO*	0,450 (0,462 ± 0,018) 0,475		0,96		0,43	
4 3*RO*	0,525 (0,570 ± 0,023) 0,600		1,30 (1,55 ± 0,35) 1,80		0,70	
5 4*RO*	0,625 (0,680 ± 0,030) 0,720		2,20 (3,28 ± 0,875) 4,10		0,90 (1,30 ± 0,40) 1,70	
6 5*RO*	0,700 (0,775 ± 0,027) 0,800		3,30 (5,30 ± 1,92) 7,70		1,00 (1,73 ± 2,60) 2,60	
7 6*RO*	0,800 (0,918 ± 0,060) 1,000		9,10 (12,40 ± 3,33) 18,70		2,00 (3,22 ± 0,97) 4,60	
8 7*RO*	1,075 (1,053 ± 0,060) 1,120	1,040 (1,125 ± 0,063) 1,240	16,00 (21,90 ± 2,30) 25,00	21,00 (26,20 ± 4,27) 36,40	5,20 (8,50 ± 1,11) 10,60	4,50 (9,14 ± 2,63) 12,30
9 8*RO*	1,075 (1,131 ± 0,033) 1,200	1,140 (1,216 ± 0,031) 1,250	25,00 (32,00 ± 4,15) 38,20	34,20 (45,00 ± 8,16) 54,30	7,80 (9,70 ± 2,17) 12,80	13,30 (16,20 ± 4,24) 23,50
10 9*RO*	—	1,300 (1,343 ± 0,039) 1,420	—	(71,00)	—	(31,00)
11 10*RO*	—	1,375 (1,400 ± 0,014) 1,420	—	(73,00)	—	(31,75)

III. — RÉSULTATS

A. Abondances moyennes et traits généraux de la distribution spatiale

Les *Cylindroiulus* représentent, en moyenne, 68 % des effectifs et 57 % de la biomasse des diplopodes récoltés dans les couches superficielles du sol et dans les bois morts. Le tableau II réunit les données relatives aux deux espèces. *C. nitidus*, avec environ 14 ind/m^2, soit 115 mg de matière sèche, est à peu près deux fois plus abondant que *C. punctatus*. Toutefois, *C. nitidus* est pratiquement absent des bois morts, au contraire de la seconde espèce.

Tableau II

Densités et biomasses moyennes annuelles des Cylindroiulus *dans les niveaux superficiels du sol et des bois morts tombés au sol. Les biomasses sont exprimées en poids de matière sèche.*

			Importance relative (%)	
	C. nitidus	*C. punctatus*	*C. nitidus*	*C. punctatus*
Couches holorganiques et horizon *A*1	13,9/ind/m^2	5,0 ind/m^2	73,5	26,5
	115,0 mg/m^2	43,0 mg/m^2	72,8	27,2
Bois morts	ε	1,7 ind/m^2	0	100
	ε	15,2 mg/m^2	0	100
Total	13,9/ind/m^2	6,7 ind/m^2	67,6	32,4
	115,0 mg/m^2	58,2 mg/m^2	66,4	33,6

Quatre séries saisonnières de 5 échantillons, traités par couches séparées, donnent une idée générale de la distribution verticale des diplopodes. La figure 3 montre que ceux-ci peuvent être trouvés à tous les niveaux et que les *Cylindroiulus* dominent partout. C'est toutefois dans la couche *H* et l'horizon *A*1 qu'ils sont les plus nombreux. Bien entendu, ce schéma demande à être nuancé, car des modifications de la répartition verticale des animaux interviennent au cours du cycle saisonnier.

B. Les déplacements saisonniers

1) *Variations saisonnières des abondances dans les niveaux superficiels du sol*

Pour chaque espèce, les individus ont été classés en deux sous-ensembles : les immatures regroupent les larves depuis le stade 1 jusqu'au stade d'apparition des caractères sexuels secondaires (stade 7); les subadultes et adultes correspondent aux stades ultérieurs (8 à 11).

Les subadultes et les adultes de *C. nitidus* ont atteint une densité importante à deux reprises, en avril (18 ind/m^2) et en septembre (24 ind/m^2). En revanche, ils n'ont pratiquement pas été récoltés en hiver, de décembre à février, et leurs effectifs sont faibles, inférieurs à 5 ind/m^2, de juin à août (fig. 4 *A*).

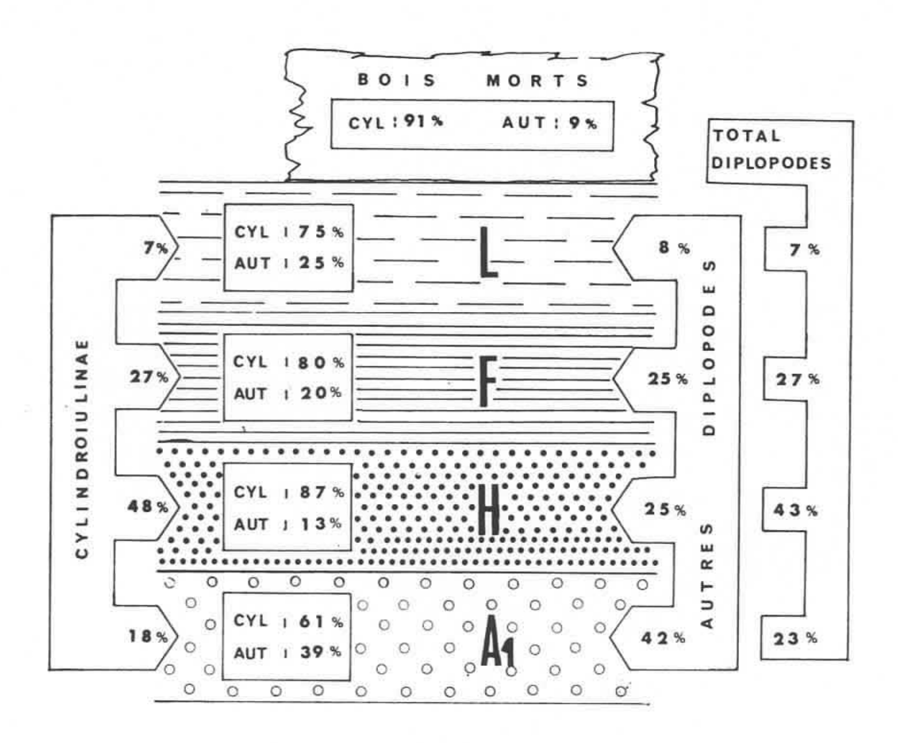


FIG. 3. — Aspect synthétique de la répartition des myriapodes diplopodes dans les horizons superficiels du sol dans la forêt mixte de Foljuif. Les % sont calculés sur l'ensemble des effectifs récoltés au cours d'un cycle annuel.

Les immatures de *C. nitidus*, abondants à la fin de 1975, ne sont que très peu, au même pas du tout, représentés dans les échantillons d'hiver. Leurs effectifs ont augmenté en mars-avril puis atteint un maximum en juillet (32 ind/m^2), après d'assez fortes fluctuations. Ce maximum correspond à l'apparition de larves de stade 3, issues de pontes que les femelles déposent au printemps (BLOWER & MILLER, 1977); les individus atteignent le stade 4 au début de l'hiver. L'échantillonnage effectué ne permet pas une estimation correcte des densités des stades 1 et 2, mais leur présence a été constatée dans la litière, où l'on pense que sont effectuées les pontes.

Les subadultes et adultes de *C. punctatus* ont montré des variations d'effectifs analogues à celles de *C. nitidus* avec deux pics principaux d'abondance en avril (près de 6 ind/m^2) et en septembre (10 ind/m^2). En hiver, de décembre à février, peu d'individus ont été trouvés. A partir d'avril, leur densité a diminué régulièrement jusqu'à la fin de mai, puis a augmenté de nouveau, mais avec de nettes fluctuations en juin-juillet (fig. 4 *B*).

Les immatures de *C. punctatus*, moins nombreux en hiver que les individus plus âgés, ont atteint une densité maximale en avril (11 ind/m^2). Leur densité a ensuite diminué puis varié irrégulièrement en été et en automne. Aucun individu des stades 1 et 2 n'a été trouvé dans les échantillons de sol. Quelques larves de stade 3 ont été prises en septembre, mais c'est en fait à partir du stade 4 que les jeunes sont régulièrement récoltés dans le sol, dès le mois de mars.

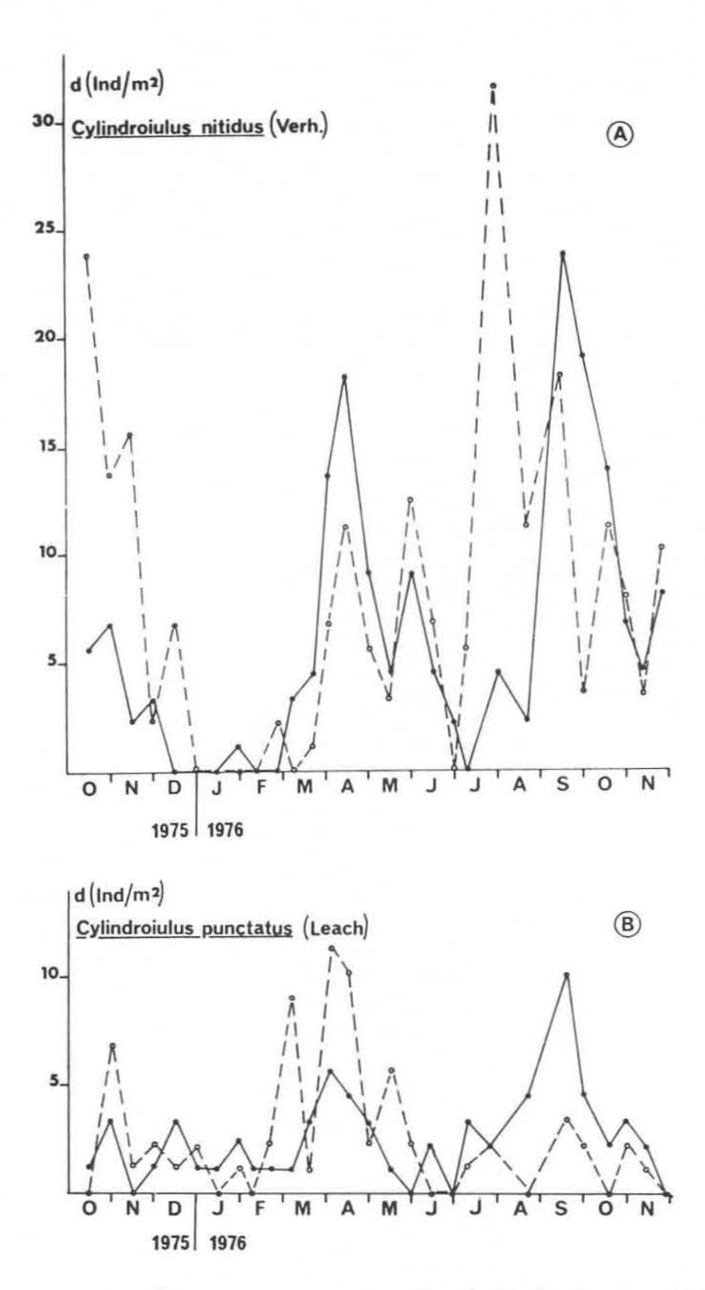
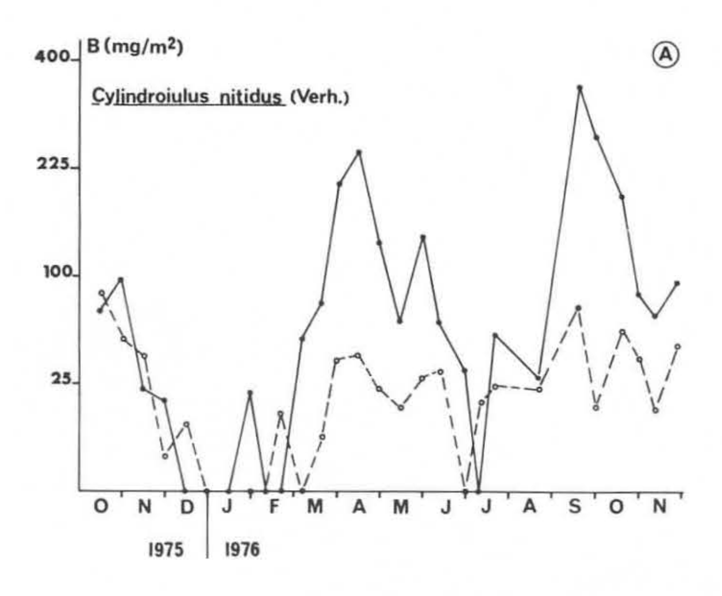


FIG. 4. — Variations de la densité moyenne mensuelle (ind/m²) de *C. nitidus* et de *C. punctatus* dans la litière et les horizons supérieurs du sol, d'octobre 1975 à novembre 1976.

Traits pleins : subadultes et adultes (stades 8 à 11).
Tirés : immatures (stades 1 à 7).

Les variations saisonnières des biomasses des subadultes et des adultes de *C. nitidus* sont tout à fait parallèles à celles des effectifs : la figure 5 *A* en fait bien ressortir le caractère bimodal. La biomasse de cette catégorie d'individus a atteint 246 mg/m² en avril et 357 mg/m² en septembre. Aux mêmes dates, la biomasse des immatures était de 41 mg/m² et de 72 mg/m² respectivement. L'amplitude de ces variations est évidemment moindre que celle des variations des effectifs.

Chez *C. punctatus*, la biomasse des subadultes et adultes a atteint 100 mg/m² en avril et 112 mg/m² en septembre. En avril, au moment de la plus forte densité des immatures, leur biomasse avoisinait 25 mg/m² (fig. 5 *B*).



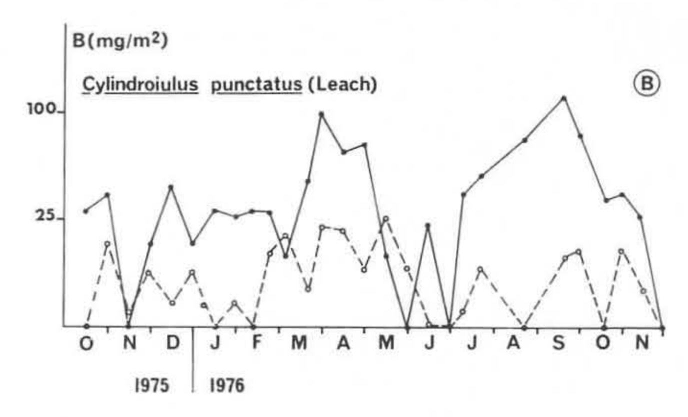


FIG. 5. — Variations de la biomasse moyenne mensuelle (mg/m^2) de *C. nitidus* et de *C. punctatus* dans la litière et les horizons supérieurs du sol, d'octobre 1975 à novembre 1976.

Traits pleins : Subadultes et adultes (stades 8 à 11).
Tirés : immatures (stades 1 à 7).

Les variations d'abondance observées doivent être interprétées en tenant compte du fait que les individus se tenant dans la profondeur du sol ne sont pas échantillonnés : ce qui précède ne constitue donc pas une description directe et totale de la cinétique des populations de *Cylindroiulus*.

La figure 6 met en parallèle les variations des effectifs de *C. nitidus* et de *C. punctatus* avec celles de la température moyenne et des précipitations mensuelles.

Dans le cas de *C. nitidus*, la diminution hivernale des effectifs traduit l'enfoncement des animaux consécutif à la baisse de la température, dont l'effet a été vraisemblablement renforcé par la faiblesse des précipitations, nettement inférieures à la normale à partir de décembre 1975. L'accroissement des effectifs à partir de mars traduit une remontée des animaux dont l'activité reprend avec l'augmentation de la température et peut-être aussi à la suite des pluies de février, presque normales. La sécheresse du printemps et de l'été 1976, caractérisée par un fort déficit des précipitations et par une température moyenne excédant la normale d'environ 3° C en juin et juillet, a provoqué une nouvelle migration des animaux vers les niveaux inférieurs

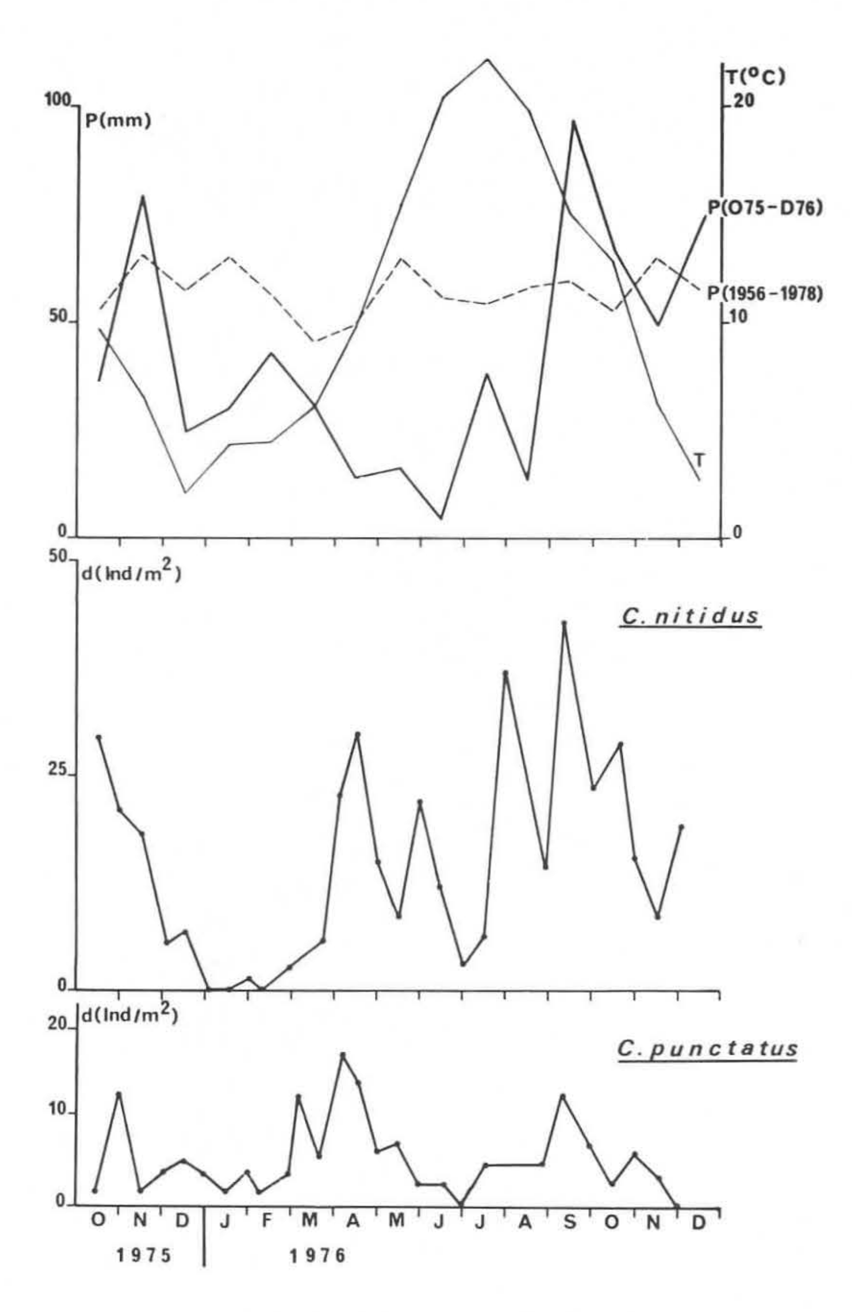


FIG. 6. — Variations mensuelles de la densité moyenne de *C. nitidus* et de *C. punctatus* en relation avec les précipitations mensuelles à Nemours au cours de la période d'étude (*P* : *O*75-*D*76), les précipitations mensuelles moyennes à Nemours (*P* : 1956-1978) et les températures moyennes mensuelles à Nemours pendant la période d'étude (*T* : *O*75-*D*76).

du sol. Des remontées transitoires ont toutefois été observées à la suite de quelques rares pluies entre mai et septembre : le pic d'abondance observé le 28 mai fait suite aux pluies du 20; en juillet, une forte pluie de 21,2 mm, le 20, précède le pic du 23 et le pic du 18 septembre coïncide avec la reprise des pluies de septembre.

Dans le cas de *C. punctatus*, on peut proposer une interprétation voisine de la phénologie observée. Cependant, cette espèce s'enfonce moins profondément dans le sol, en hiver, que *C. nitidus*, elle est toujours représentée dans les échantillons hivernaux. Par ailleurs, le comportement de *C. punctatus* diffère en été de celui de *C. nitidus*; sans doute, les effectifs de *C. punctatus* diminuent-ils jusqu'à s'annuler

fin juin, au moment où la sécheresse est maximale, mais cette espèce ne se révèle pas aussi sensible que *C. nitidus* aux effets des pluies passagères. Il faut ici tenir compte du fait qu'au printemps et en été, une partie de la population de *C. punctatus* s'installe dans les bois morts (cf. § 2).

Les abondances moyennes saisonnières des deux espèces dans les horizons superficiels du sol, qui illustrent ces phénomènes, sont rassemblées dans le tableau III.

TABLEAU III

Abondances saisonnières des Cylindroiulus *dans les niveaux superficiels du sol.*

	C. punctatus		*C. nitidus*	
	ind/m²	mg/m² (matière sèche)	ind/m²	mg/m² (matière sèche)
Automne 1975 (*O-N*)......	4,0	25,3	18,5	95,5
Hiver 1975-1976 (*D-J-F*) ..	2,9	32,0	1,7	7,0
Printemps 1976 (*M-A-M*)..	8,8	60,5	14,8	151,7
Été 1976 (*J-J-A*)	3,2	38,2	13,9	52,8
Automne 1976 (*S-O-N*) ...	5,1	56,8	21,9	216,3

2) *Variations saisonnières des abondances dans les bois morts*

Tandis que *C. nitidus* est pratiquement inexistant dans les bois morts, *C. punctatus* s'y trouve constamment représenté, surtout au printemps et en été (tableau IV).

TABLEAU IV

Abondances saisonnières des Cylindroiulus *dans les bois morts tombés au sol.*

	C. punctatus		*C. nitidus*	
	ind/m²	mg/m² (matière sèche)	ind/m²	mg/m² (matière sèche)
Hiver 1975-1976 (*D-J-F*)...	0,9	5,1	0	0
Printemps 1976 (*M-A-M*)..	2,1	17,7	0,02	0,2
Été 1976 (*J-J-A*)..........	2,9	24,4	ε	ε
Automne 1976 (*S-O-N*)...	1,1	13,8	0,01	0,2

Presque tous les stades post-embryonnaires sont alors présents et les adultes reproducteurs atteignent leur densité maximale. On trouve en même temps les pontes,

déposées par paquets de 10 à 45 œufs, ainsi que les larves de stade 1 et 2, également très groupées. Ces observations confirment le fait, déjà rapporté par BANERJEE (1967 *a*, *b*) et par BLOWER & GABBUT (1964), que *C. punctatus* effectue sa reproduction dans les bois morts. Les adultes s'y installent au cours de la belle saison, ce qui explique, au moins en partie, la diminution des effectifs des individus âgés dans le sol. En hiver, en revanche, il ne subsiste dans les bois morts qu'une faible fraction de la population, dont l'essentiel a migré dans le sol.

3) *Conclusions*

Les variations d'abondance observées, en raison des méthodes d'échantillonnage employées, traduisent davantage des migrations à l'intérieur du sol ou entre celui-ci et les bois morts, que des phénomènes purement démographiques.

Bien que ces mouvements n'aient pas été tous directement observés, une représentation partiellement hypothétique peut en être proposée (fig. 7). Elle illustre le fait que *C. nitidus* se tient davantage en profondeur que *C. punctatus*; le phénomène est particulièrement accentué en été, *C. nitidus* se reproduisant sans doute uniquement dans le sol et *C. punctatus* exclusivement dans les bois morts.

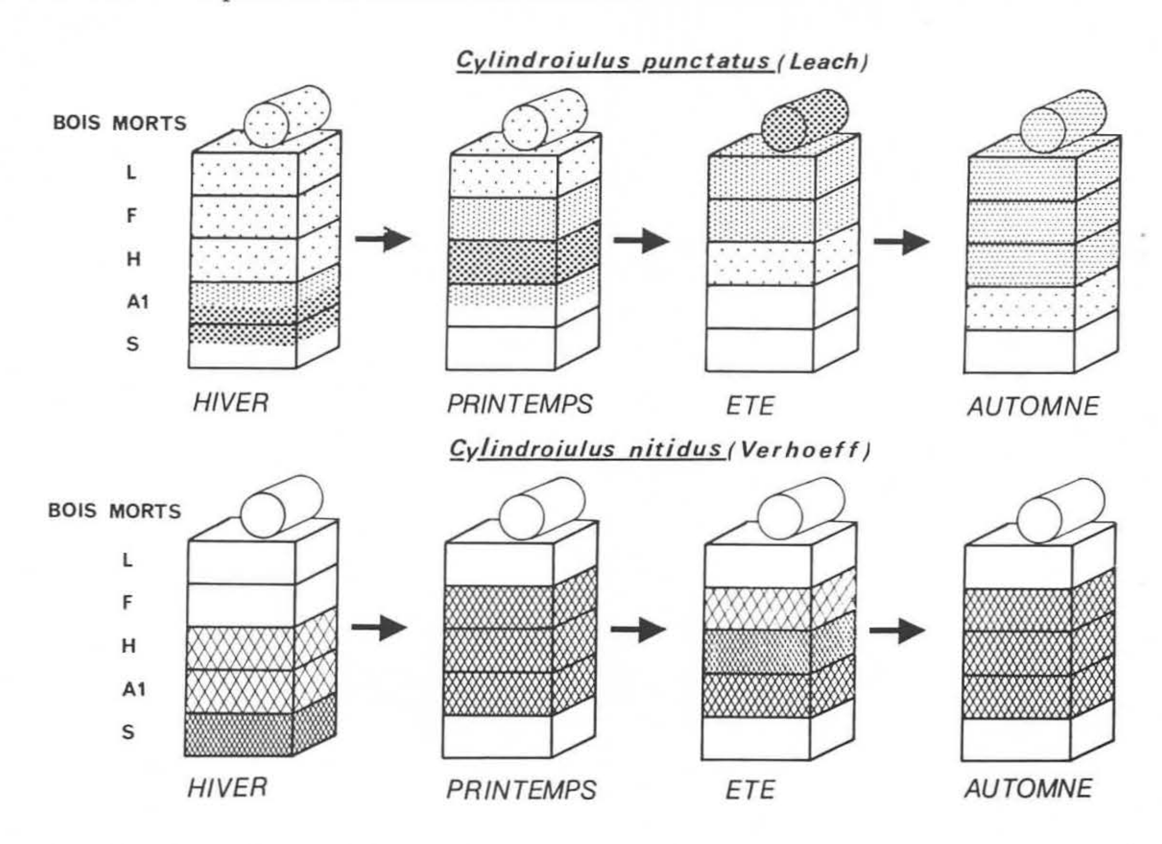


FIG. 7. — Représentation synthétique des migrations saisonnières des populations de *C. nitidus* et de *C. punctatus* dans les différents compartiments de litière, de sol et dans les bois morts au cours d'un cycle annuel.

A l'échelle des différents horizons édaphiques, il n'existe cependant pas de séparation spatiale absolue des deux espèces, dont les distributions verticales se recouvrent largement, notamment au printemps et en automne *C. nitidus* et *C. punctatus* coexistent surtout dans les couches *F* et *H*. Il reste alors à voir quelles sont les modalités de cette coexistence dans le plan horizontal.

C. DISTRIBUTIONS HORIZONTALES DE *C. punctatus* ET DE *C. nitidus* DANS LE SOL

La figure 8, établie à partir de l'ensemble des relevés de 625 cm^2 effectués, montre comment ceux-ci se répartissent en fonction des nombres d'individus de *C. nitidus* et de *C. punctatus* qu'ils contiennent. Les résultats obtenus sont du même type pour les deux espèces : les courbes en « *J* » suggèrent l'existence de distributions contagieuses.

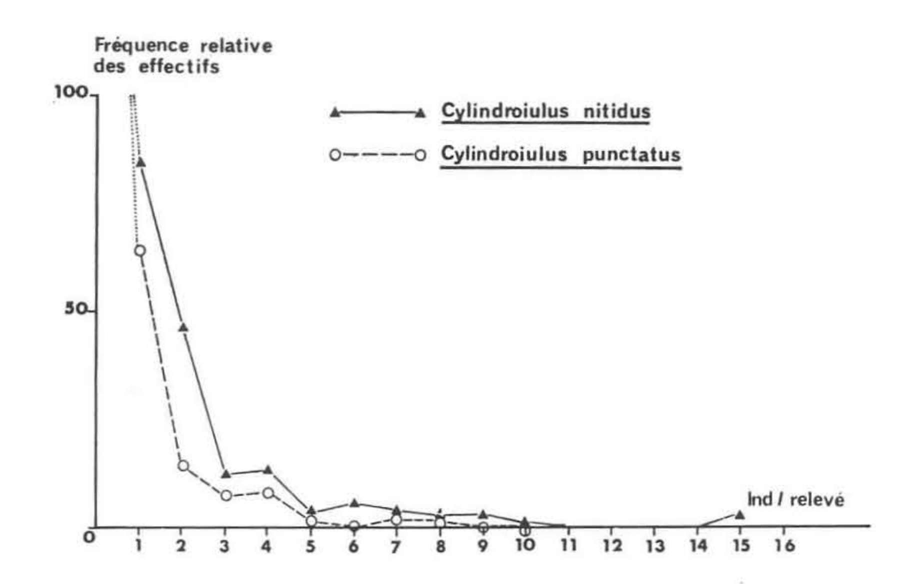


FIG. 8. — Fréquence relative des effectifs de *C. nitidus* (traits pleins) et de *C. punctatus* (tirés) pour l'ensemble des relevés de 625 cm^2 effectués dans les niveaux superficiels du sol.

Si l'on considère les deux espèces ensemble, le calcul de l'indice de dispersion $I = \frac{S^2}{\bar{x}}$ montre que, dans la grande majorité des séries d'échantillons, l'hypothèse d'une distribution au hasard est rejetée ($p = 0,05$). Elle ne peut pas être rejetée dans les cas où les effectifs sont très faibles, donc surtout en hiver. Les valeurs de l'indice significativement supérieures à 1 montrent que l'ensemble des deux populations a une distribution de type contagieux. Ce résultat est confirmé par l'estimation de l'indice de LLOYD (1967) à partir de séries de 12 relevés contigus. Ceux-ci, considérés isolément, puis par groupes de 2 et de 4 ont permis de calculer l'indice de MORISITA (1959) pour trois tailles de prélèvements unitaires. Les variations de l'indice en fonction de la taille du relevé ont également confirmé le caractère agrégatif de la distribution horizontale des *Cylindroiulus* (GEOFFROY, 1979).

La question se pose alors de savoir si les agrégats sont monospécifiques ou s'ils comprennent des individus des deux espèces.

Sur 410 relevés effectués, 193, soit 47 %, ne contiennent aucun *Cylindroiulus*, 61, soit 15 %, contiennent un *C. nitidus*, 33, soit 8 %, un *C. punctatus* et 123, soit 30 %, au moins deux individus. Ces 123 relevés constituent les cas où, à l'échelle d'observation correspondant à leur taille (625 cm^2), la coexistence des deux espèces est possible.

L'effectif moyen, dans ces 123 échantillons, est d'un peu plus de 3 individus. Les relevés contenant au moins 4 individus seront donc considérés comme repré-

sentatifs d'agrégats. Le tableau V et la figure 9 montrent comment se répartissent les 123 relevés en fonction de la fréquence d'apparition observée des différentes combinaisons des effectifs de *C. nitidus* et de *C. punctatus*.

TABLEAU V

Répartition des 123 relevés de 625 cm² contenant au moins deux individus du genre Cylindroiulus *en fonction des combinaisons des effectifs des deux espèces.*

$N1$ = effectif d'une espèce. $N2$ = effectif de l'autre espèce.

	Nombre de relevés	%	Coexistence
$N1$ ou $N2 = 0$	.74	60,2	nulle
$N1 \geqslant 2$, $N2 \geqslant 2$	13	10,6	forte
$N1 = 1$, $N2 \geqslant 3$	10	8,1	faible
$N1 + N2 \leqslant 3$	26	21,1	moyenne

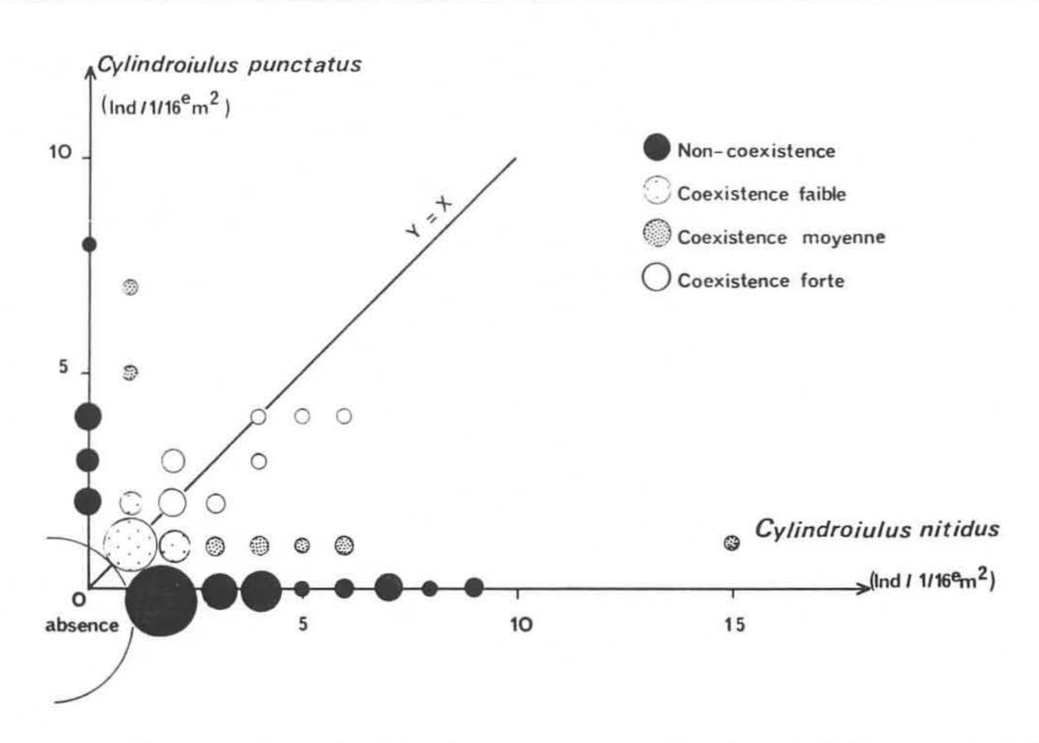


FIG. 9. — Répartition des relevés de 625 cm² contenant au moins deux individus de *C. nitidus* et/ou de *C. punctatus* en fonction des combinaisons des effectifs des deux espèces et de leur degré de coexistence (ou d'exclusion).

Dans un peu plus de 68 % des cas, la coexistence est nulle ou faible tandis qu'elle n'est forte que dans 10,6 % des cas. Ces résultats suggèrent l'existence d'un certain espacement entre les groupes d'individus des deux espèces, la distance moyenne qui les sépare étant telle que la probabilité qu'un relevé de 625 cm² effectué au hasard recouvre des agrégats des deux espèces demeure faible.

DISCUSSION

Le caractère ambigu du concept de niche écologique (BLONDEL & BOURLIÈRE, 1979; LAMOTTE, 1979) fait qu'il n'est pas facile de poser clairement le problème de la coexistence interspécifique. L'étude de ce type de problème présente pourtant un double intérêt : elle conduit à la définition des rôles écologiques respectifs des espèces considérées et, en montrant comment se fait le partage interspécifique des ressources, elle ouvre la voie à la compréhension de l'évolution de la structure des peuplements (BLANDIN *et al.*, 1976; BARBAULT, 1977; BLONDEL, 1979; BLANDIN, 1980).

Ce premier travail sur deux *Cylindroiulus* syntopiques, phylogénétiquement proches et pratiquement identiques quand à leurs caractéristiques pondérales individuelles, a fourni des informations propres à caractériser concrètement quelques-unes des dimensions de leurs niches écologiques et l'importance de leur recouvrement. Le tableau VI réunit les résultats à partir desquels les modalités de la coexistence de ces deux espèces peuvent être définies. Ces résultats montrent combien il est important de préciser les échelles auxquelles la coexistence ou, inversement, l'exclusion est analysée.

TABLEAU VI

Comparaison de quelques caractéristiques biologiques et écologiques de C. nitidus *et* C. punctatus *(biomasses en poids de matière sèche).*

	C. nitidus	*C. punctatus*
Biomasse individuelle à l'arrivée à la maturité sexuelle.	♂ : 9,7 ♀ : 16,2	♂ : 9,7 ♀ : 16,2
Abondance moyenne dans les niveaux superficiels du sol.	14 ind/m² 115 mg/m²	5 ind/m² 43 mg/m²
Abondance moyenne dans les bois morts.	0 0	2 ind/m² 15 mg/m²
Cycle biologique.	Entièrement dans la litière et le sol.	Reproduction, ponte, premiers stades larvaires dans les bois morts.
Hivernage.	Dans la profondeur du sol.	Dans les niveaux plus superficiels du sol.
Distribution horizontale dans le sol.	Agrégative. Coexistence le plus souvent nulle ou faible, rarement forte, à l'échelle de surfaces de 625 cm².	Agrégative.

Au sein de la forêt mixte étudiée, les deux espèces coexistent largement dans les couches holorganiques du compartiment édaphique. Si l'on distingue les bois morts et les divers niveaux du sol, il apparaît une séparation spatio-temporelle des deux espèces, tant au moment de la reproduction que lors de l'hivernage dans le sol.

Toutefois, observées à l'échelle de la formation, les deux populations montrent une tendance à se distribuer en agrégats monospécifiques entre lesquels serait main-

tenu un certain espacement. Ce mode de distribution réalise un partage horizontal de l'espace à grande échelle, complété peut-être selon une composante verticale, *C. punctatus* se tenant en moyenne à moins grande profondeur que *C. nitidus.*

Si les résultats obtenus suggèrent ainsi l'existence d'un partage effectif de l'espace entre les deux espèces, il reste à savoir ce que ce partage exprime.

La ségrégation spatiale au moment de la reproduction est d'interprétation difficile en l'absence d'une connaissance précise des comportements reproducteurs. En revanche, la tendance à la ségrégation spatiale dans les niveaux superficiels du sol peut être interprétée plus aisément comme conséquence de la compétition pour une même ressource trophique. L'étude des régimes alimentaires devrait permettre de vérifier le bien-fondé de cette hypothèse.

S'il se confirmait que les deux espèces tendent à s'exclure réciproquement au sein de petits volumes de sol, il n'en reste pas moins qu'elles coexistent à l'échelle d'une parcelle plus vaste.

On ne peut donc faire appel au seul principe de l'exclusion par compétition pour la situation étudiée et une problématique qui pourrait sembler correcte à une échelle d'observation ne l'est pas à une autre. De plus, on ne peut raisonner en considérant les deux espèces indépendamment de l'ensemble du système dont elles font partie : l'hypothèse selon laquelle la compétition pour une même catégorie de ressources réglerait la répartition spatiale des *Cylindroiulus* doit être posée pour l'ensemble des macroarthropodes saprophages, en tenant compte tout particulièrement des autres diplopodes et des isopodes. Dans la forêt de Foljuif ainsi que dans des écosystèmes différents (DAVIS & SUTTON, 1977), les isopodes, qui ont une densité du même ordre que les diplopodes, ont tendance à se tenir plus près de la surface que les *Cylindroiulus* (GEOFFROY *et al.*, 1981).

Par ailleurs, il existe dans la forêt mixte étudiée une variation horizontale de la composition des retombées en fonction des proportions de feuilles de chêne, de charme et d'aiguilles de pin, qui s'exprime à la fois dans la structure et la dynamique des couches holorganiques (BLANDIN *et al.*, 1980; GARAY, 1980). Sans doute existe-t-il une variation concomitante de la structure du peuplement de macroarthropodes saprophages : son étude point par point devrait conduire à une meilleure compréhension des problèmes posés par ce premier travail.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié d'une aide du Ministère des Universités. J'exprime avec plaisir ma gratitude à P. BLANDIN (École Normale Supérieure) pour l'attention soutenue qu'il a apportée à l'élaboration de cette publication. Je remercie M. J.-C. LOYAU, Aide-Technique à la Station de Foljuif, et Mlle D. LAPEYRE qui a participé efficacement au tri du matériel.

BIBLIOGRAPHIE

BANERJEE B., 1967 *a*. — Diurnal and seasonal variations in the activity of the millipedes *Cylindroiulus punctatus* (Leach), *Tachypodoiulus niger* (Leach) and *Polydesmus angustus* Latzel. *Oikos*, **18**, 1, 141-144.

BANERJEE B., 1967 *b*. — Seasonal changes in the distribution of the millipede *Cylindroiulus punctatus* (Leach) in decaying logs and soil. *J. anim. Ecol.*, **36**, 171-177.

BARBAULT R., 1977. — Dynamique des populations. *Publ. Lab. Zool.*, E. N. S., **10**, 1-197.

BLANDIN P., 1980. — Évolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. In : R. BARBAULT, P. BLAN-

DIN & J. A. MEYER, éds, *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*, Maloine, Paris, 221-225.

BLANDIN P., BARBAULT R. & LECORDIER C., 1976. — Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Écol.*, **7**, 391-410.

BLANDIN P., ABBADIE L., COURAULT S., GARAY I. & GEOFFROY J. J., 1980. — Étude d'un écosystème forestier mixte. I. Climat, structure de la végétation et retombées de litière. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **17**, 2, 181-198.

BLONDEL J., 1979. — *Biogéographie et écologie*, Masson, Paris, 173 p.

BLONDEL J. & BOURLIÈRE F., 1979. — La niche écologique, mythe ou réalité? *Terre Vie, Rev. Écol.*, **33**, 345-374.

BLOWER J. G. & GABBUT P. D., 1964. — Studies on the millipedes of a Devon oak wood. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **143**, 143-176.

BLOWER J. G. & MILLER P. F., 1977. — The life history of the Iulid millipede *Cylindroiulus nitidus* in a Derbyshire wood. *J. Zool. Lond.*, **183**, 339-351.

BORNEBUSCH C. H., 1930. — The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsoksv. Danm.*, **11**, 1-225.

BRENY R. & BIERNAUX J., 1966. — Diplopodes belges : position systématique et biotopes. *Bull. Ann. Soc. roy. Entomol. Belgique*, **102**, 18, 269-326.

DAVIS R. C. & SUTTON S. L., 1977. — Spatial distribution and niche segregation of woodlice and millipedes in a dune grassland ecosystem. *Ecol. Bull.*, **25**, 45-55.

DRIFT J. Van der, 1951. — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, **94**, 1-168.

GARAY I., 1980. — Étude d'un écosystème forestier mixte. II. Les sols. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **17**, 4, 525-541.

GEOFFROY J. J., 1979. — *Les peuplements de Chilopodes et de Diplopodes d'une Chênaie-Charmaie (Station Biologique de Foljuif, Seine-et-Marne)*. Thèse de Doctorat de 3[e] cycle, Écologie, Université P. et M. Curie, 179 p.

GEOFFROY J. J., CHRISTOPHE T., MOLFETAS S. & BLANDIN P., 1981. — Étude d'un écosystème forestier mixte. III. Traits généraux d'un peuplement de Macroarthropodes édaphiques. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **18**, 1, 39-58.

HAACKER U. & FUCHS S., 1970. — Die Paarungsverhalten von *Cylindroiulus punctatus* (Leach). *Zeits. Tierpsychol.*, **27**, 6, 641-648.

LAMOTTE M., 1979. — La niche écologique; des concepts théoriques aux utilisations pratiques. *Terre Vie, Rev. Écol.*, **33**, 3, 509-520.

LLOYD M., 1967. — Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 1-30.

MILLER P. F., 1974. — Competition between *Ophyiulus pilosus* (Newport) and *Iulus scandinavius* Latzel. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **32**, 553-574.

MORISITA M., 1959. — Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. Biol.*, **2**, 215-235.

SAHLI F., 1955. — Présence en Sarre et contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Cylindroiulus (Aneuboloiulus) sylvarum* Meinert 1968 *(Myriapoda, Diplopoda, Iulidae)*. *Ann. Univers. Saraviensis*, **4**, 4, 151-163.

SAHLI F., 1968. — Sur l'existence de mâles intercalaires chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verh., 1891). *C. R. Acad. Sci., Paris* (D), **266**, 4, 360-363.

SAHLI F., 1969 *a*. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diplopodes Iulides. *Ann. Univ. Sarav.*, **7**, 1-154.

SAHLI F., 1969 *b*. — Existence d'une succession adulte-adulte chez les mâles du Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verh.). La question des mâles *rhenanus*. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **269** (D), 22, 2254-2257.

SAHLI F., 1970. — Périodomorphose et caractères sexuels secondaires des mâles intercalaires du Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verh.). *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **6**, 549-558.

SAHLI F., 1971. — Sur l'existence d'une succession intercalaire-intercalaire chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff, 1891). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **273**, 226-228.

SAHLI F., 1973. — Périodomorphose, mues post-imaginales et mue imaginale particulière chez un Diplopode du sol, *Cylindroiulus nitidus* (Verh.). *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, **103**, 147-155.

SAHLI F., 1974. — Les mâles *rhenanus* chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verh.) : les *rhenanus* Ra, Ri et Rj. *C. R. Acad. Sc., Paris* (D), **278**, 3, 365-368.

SAUDRAY Y., 1953 *a*. — La composition du tégument et ses modifications au moment de la mue chez les Myriapodes Diplopodes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, **237**, 1802-1804.

SAUDRAY Y., 1953 *b*. — Développement post-embryonnaire d'un Iulidé indigène *Cylindroiulus (Aneuboloiulus) sylvarum* Meinert. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **89**, *Notes et Revues*, **1**, 1-14.

SAUDRAY Y., 1961. — Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes. *Mém. Soc. Linn. Normandie, N. S.*, **2**, 1-126.

VACHON M., 1947. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges (Myriapodes, Diplopodes, Spirobolides). Les étapes de la croissance. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, **11**, 2, 109-121.